Jl S. Afr. Bot. 41 (3): 199–205 (1975)

EMBRIOGENIE VAN *MELIANTHUS MAJOR* L.

E. Steyn

(*Departement van Algemene Plantkunde, Universiteit van Pretoria*)

Uittreksel

Melianthus major stem embriogeneties ooreen met die Penaea-variasie van die Asterad-tipe. 'n Suspensor ontbreek by die embrio en 'n epifise-inisiaalsel word gevorm. Die basale sel van die tweesellige pro-embrio ondergaan herhaaldelike lengtedelings voordat dwarsdelings plaasvind.

Abstract

EMBRYOGENY OF *MELIANTHUS MAJOR* L.

Melianthus major conforms to the Penaea variation of the Asterad type embryogenetically. The embryo lacks a suspensor and an epiphysis initial is formed. Longitudinal divisions occur in the basal cell of the bicellular pro-embryo, before the cells are segmented transversely.

Inleiding

Die embriogenie van die families wat deur Scholz (1964) onder die Sapindales geplaas is, is tot dusver swak bekend. Slegs enkele genera onder die Anacardiaceae, Aceraceae, Sapindaceae en Balsamineaceae is embriogeneties ondersoek (Johansen, 1950 en Davis, 1966). Die embriogenie van die Melianthaceae en Greyiaceae is dus nog onbekend. Die Melianthaceae word in Suid-Afrika verteenwoordig deur die genera *Melianthus* L. en *Bersama* Fresen. terwyl die Greyiaceae slegs deur die endemiese genus *Greyia* Hook & Harv. verteenwoordig word.

Die Melianthaceae en Greyiaceae is volgens verskeie taksonome naverwant (Lawrence, 1963; Scholz, 1964 en Takhtajan, 1969), maar Johansen (1950) erken in sy oorsig oor die embriogenie van die Spermatophyta nie hierdie verwantskap nie. Hy plaas die Melianthaceae onder die orde Sapindales, maar die Greyiaceae saam met die Cunoniaceae, Brunelliaceae, Escalloniaceae en Hydrangeaceae onder die orde Cunoniales. Ook hierdie families is embriogeneties nie ondersoek nie.

By die ondersoekte taksa ressorteer die embrio's volgens Johansen (1950) en Davis (1966) òf onder die Asterad-tipe (*Anacardium*, *Hydrocera*, *Cardiospermum* en *Impatiens*) òf onder die Onagrad-tipe (*Acer*, *Semecarpus*, *Lannea* en *Rhus*). Davis (1966) meld nie die variasie binne die embrio-tipe nie; tereg beweer sy

Vir publikasie aanvaar 2 Januarie 1975.

dat die taksonomiese belangrikheid van die onderverdeling van Johansen se hooftipes nog twyfelagtig is weens gebrek aan beskikbare literatuur.

Aangesien die Onagrad- en Asterad-tipes baie algemeen onder die Dicotyledoneae voorkom (dit kom volgens Davis (1966) in 81 van die 179 ondersoekte families voor) kan 'n kritiese waardering van die taksonomiese waarde van die variasies binne hierdie twee naverwante hoof-embriotipes moontlik 'n belangrike bydrae tot die taksonomie lewer.

In 'n poging om van die ontbrekende data met gegewens van twee Suid-Afrikaans-verteenwoordigende families aan te vul, is geskikte verteenwoordigers van al drie genera, nl. *Melianthus*, *Bersama* en *Greyia* ondersoek. Resultate oor laasgenoemde twee taksa sal later bespreek word.

Materiaal en Metodes

Volwasse saadknoppe en sade van *Melianthus major* L. is in die veld versamel en gefikseer in 6% glutaraldehied by 0 °C in 'n 0,025 M. fosfaatbufferoplossing met pH 6.8 (Feder en O'Brien, 1968). Om doeltreffende indringing van die fikseermiddel te verseker, is die chalazale gedeeltes van die saadknoppe en sade verwyder. Die materiaal is volgens die metode van Feder en O'Brien (1968) by 0 °C gedehidreer, tot kamertemperatuur gebring en geïmpregneer met en ingebed in 'n mengsel van glikolmetakrilaat (Ashley en Feder, 1966). Ultramikrotoom-seriesneë van 3 μm is gekleur met "Periodic Acid"—Schiff se reagens (PAS) en toluïdienblou (Feder en O'Brien, 1968).

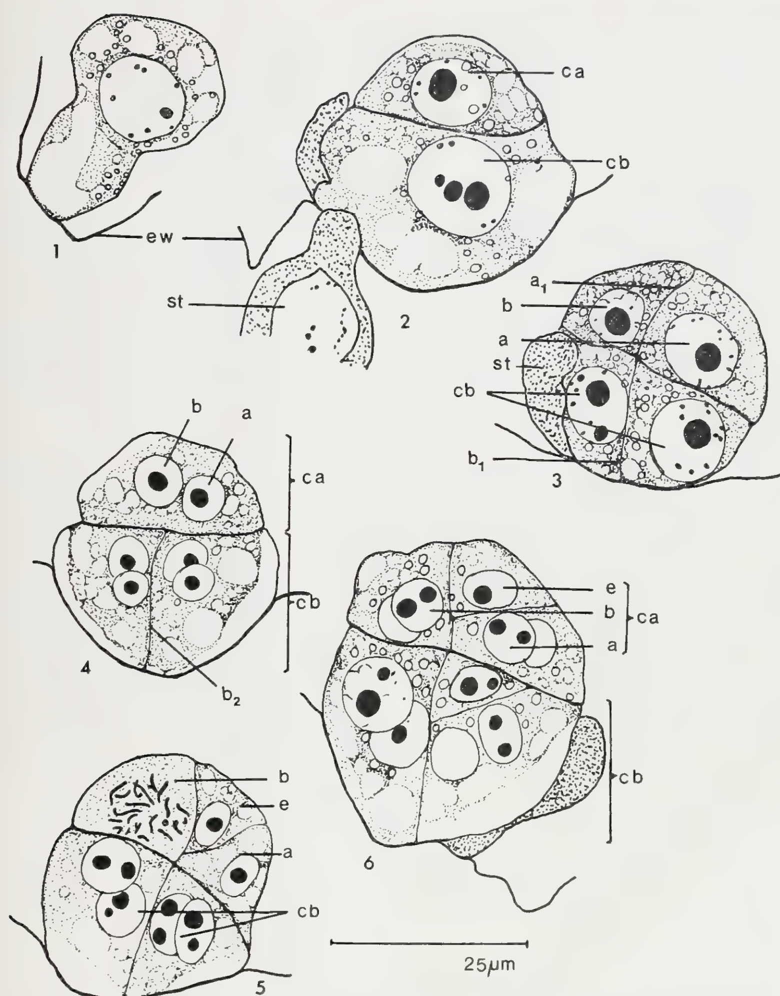
Soortgelyke materiaal van *Melianthus pectinatus* Harv. is in die veld in F.A.A. gefikseer en gebruik vir verhelderingstudies van die embrio (Smith, 1973).

Alle tekeninge is met behulp van 'n Leitz Wetzlar-tekenbuis gedoen. In seriesneë van sommige embrio's was al die kerne nie in dieselfde snee sigbaar nie en is agtereenvolgende sneë oormekaar geprojekteer om die kerne in die regte posisies in te teken.

Ondersoek

Die sigoot is peervormig (Fig. 1) tot ovaalvormig met die kern in die breë apikale deel van die sel geleë, ingebed in sitoplasma en omring deur vakuoles. Die basale deel van die sel is meer gevakuoleerd. Klein, ronde tot ovaalvormige liggaampies wat met "Periodic Acid"—Schiff se reagens ligrooi kleur maar geen ander positiewe setmeelreaksie gee nie, is aanwesig in die sitoplasma van die sigoot en die selle van die embrio. Die stuifmeelbuis bly lank na bevrugting sigbaar (Fige. 2, 3 en 6) maar die sinergied-reste verdwyn net na bevrugting.

Die sigoot (Fig. 1) deel dwars om die selle van die eerste selgenerasie, nl. die terminale sel (ca) en die basale sel (cb) te vorm (Fig. 2). In 'n lengtesnee is die terminale sel kenmerkend klein, sitoplasmaryk en lensvormig, terwyl die basale sel groter en meer gevakuoleerd is.



FIGS. 1–6

Mediane lengtesneë deur die ontwikkelende embrio van *Melianthus major* L.: fig. 1, die sigoot; fig. 2, dogterselle van die sigoot; fig. 3, globulêre tetrade; fig. 4, sessellige pro-embrio; fig. 5, ontstaan van die epifise-inisiaalsel gedurende die derde selgenerasie; fig. 6, vorming van die vierde selgenerasie; a, dogtersel van die terminale sel; a_1, eerste lengtewand in die terminale sellaag; b, dogtersel van die terminale sel; b_1, eerste lengtewand in die basale sellaag; b_2, tweede lengtewand in die basale sellaag; ca, terminale sel; cb, basale sel; e, epifise-inisiaalsel; ew, embriosakwand; st, stuifmeelbuis.

Die eerste deling van die basale sel is oorlangs, soos die eerste deling van die terminale sel (Fig. 3). Die twee lengtewande (a_1 en b_1 in Fig. 3) is dus loodreg op die eerste delingswand van die sigoot en parallel aan mekaar. Die vier selle van die tweede selgenerasie lê dus in twee lae van twee selle elk, maar in dieselfde vertikale vlak.

Hierdie tipe van globulêre tetrade is volgens Crété (1963) kenmerkend van meer primitiewe embrio's, naamlik die pro-architipes van Souéges. Johansen (1950) meld dat hierdie tetrades normaalweg onder die Pteridophyta-embrio's voorkom, maar skaars is onder Angiospermae en dat hulle oorsprong gee aan onreëlmatige of spiralige embrio's. Maheshwari (1950) meld nie hierdie tipe tetrade in sy bespreking van die embrio-ontwikkeling van Angiospermae nie.

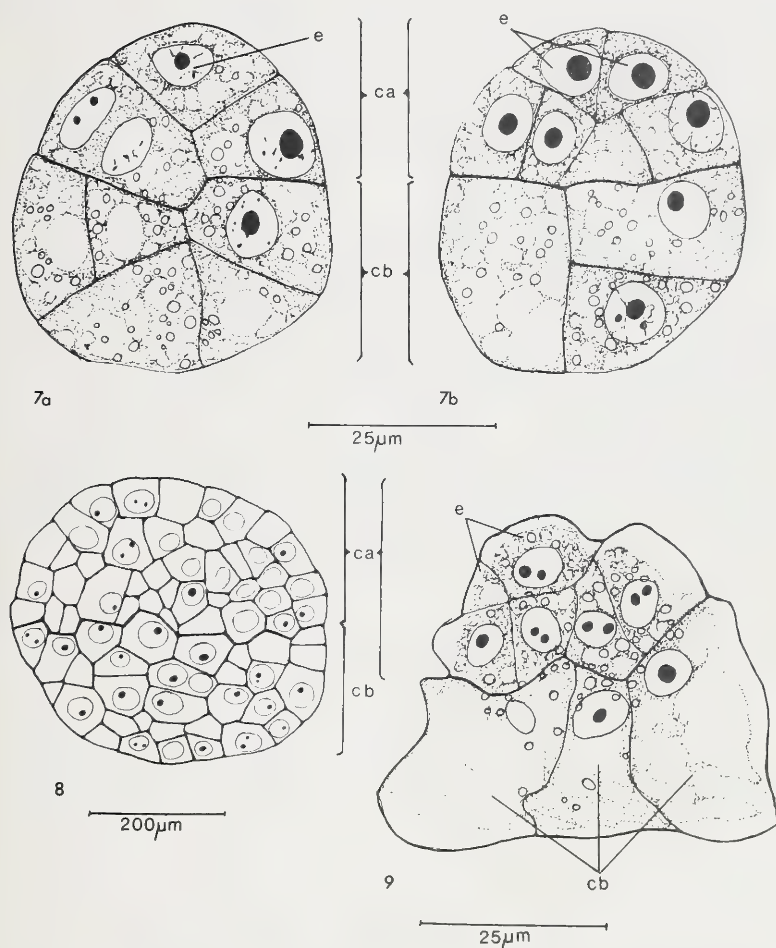
Gedurende die verdeling van die twee dogterselle van die basale sel word weer eens lengtewande neergelê, maar reghoekig op die eerste (b2 in Fig. 4), sodat die selle van die derde selgenerasie in die basale sellaag in dieselfde horisontale vlak lê.

Die twee opeenvolgende lengtedelings in plaas van dwarsdelings van die basale sel veroorsaak dat geen tipiese hipofise-inisiaalsel (Crété, 1963) gevorm word nie. Weliswaar word 'n klein hoekige sel, wat moontlik met 'n hipofise-inisiaalsel verwar kan word, in sommige gevalle in die vierde selgenerasie gevorm (Fig. 6), maar dit is nie 'n konstante kenmerk van die embrio nie. Na die vorming van die selle van die derde selgenerasie deel die derivate van die basale sel onreëlmatig (Fige. 7a en 7b) deur middel van skuins, lengte- en dwarswande. Die klein hoekige sel is waarskynlik maar die gevolg van die onreëlmatige delings.

Moontlik is hierdie lengtedelings van die basale sel ook verantwoordelik vir die afwesigheid van 'n suspensor by die embrio van *Melianthus major*. Verhelderingstudies van die sade van *Melianthus pectinatus* het getoon dat 'n suspensor ook in hierdie spesies afwesig is. Die afwesigheid van 'n suspensor by die embrio is dus waarskynlik 'n konstante generiese kenmerk.

Skynbaar is 'n suspensor nie noodsaaklik vir die ontwikkeling van die embrio van *Melianthus* nie en dit word moontlik reeds op hierdie vroeë ontwikkelingstadium uitgeskakel in ooreenstemming met die mees fundamentele embriologiese wet wat konstateer: "No more cells are produced by the embryo than are absolutely necessary" (Johansen, 1950). Weliswaar is embrioloë onseker oor die funksie van die suspensor (Crété, 1963) behalwe vir die feit dat dit die embrio moontlik in die voedende endospermweefsel in forseer (Maheshwari, 1950). Is die suspensor dalk 'n reliek van die Gymnospermae-embrio waar die struktuur goed ontwikkeld en funksionerend is?

Gedurende die ontstaan van die derde selgenerasie deel een (a in Fig. 3) van die dogterselle van die terminale sel skuins sodat 'n kleiner wigvormige sel, die epifise-inisiaalsel (e in Fige. 5 en 6) en 'n groter, onderste sel (a in Fige. 5 en 6) gevorm word. Die tweede dogtersel (b in Fige. 3 en 5) van die apikale sel deel



FIGS. 7–9

Mediane lengtesneë deur die ontwikkelende embrio van *Melianthus major* L.: fige. 7a en b, opeenvolgende sneë van die embrio om die derivate van die epifise-inisiaalsel te toon; fig. 8, ouer embrio voor die anlage van die saadlobbe om die afwesigheid van 'n suspensor te toon; fig. 9, abnormale embrio; ca, derivate van die terminale sel; cb, derivate van die basale sel; e, derivate van epifise-inisiaalsel.

oorlangs, reghoekig op die eerste lengtedeling van die apikale sel en parallel aan die tweede lengtedeling in die basale sellaag. Die selle van die derde selgenerasie in die apikale sellaag lê dus nie in dieselfde horisontale vlak nie, omdat die epifise-inisiaalsel bokant sy sustersel lê (Fige. 5 en 6).

Die optrede van 'n epifise-inisiaalsel is reeds in 1923 deur Souéges by die embrio van *Geum urbanum* aangetoon en kom in diverse embrio-tipes voor (Johansen, 1950). Uit hierdie sel en sy derivate ontstaan die stingelgroeipunt (Crété, 1963).

Die derivate van die terminale sel deel oorlangs gedurende die vorming van die vierde en vyfde selgenerasies (Fige. 6, 7a en 7b), sodat drie selle (derivate van die epifise-inisiaalsel) in die apikale sellaag en ses selle (derivate van die dogtersel b van die terminale sel en die sustersel a van die epifise-inisiaalsel in Fig. 5) in die tweede sellaag aanwesig is. Deur verdere delings van die embrionale selle ontstaan 'n ronde embrio waarvan die boonste gedeelte afkomstig is van die terminale sel en die onderste gedeelte van die basale sel (Fig. 8).

In sommige gevalle is die embrio nie rond nie, maar wissel van halfmaanvormig tot ovaalvormig wat as abnormaal beskou word en waarskynlik te wyte is aan vertraagde delings in die derivate van die basale sel: in jonger sade is hierdie selle abnormaal groot en gevakuoleerd (Fig. 9). Hierdie abnormale embrio's kan een van die oorsake wees waarom so baie sade van die ondersoekte plante op 'n relatief laat stadium aborteer.

Bespreking

Die embrio van *Melianthus major* ressorteer volgens sy patroon van ontwikkeling onder die Asterad-tipe van Johansen, aangesien die terminale sel van die tweesellige pro-embrio oorlangs deel en beide die terminale en basale selle bydra tot die vorming van die ware embrio.

Weens die afwesigheid van 'n suspensor wat Johansen (1950) as die belangrikste onderskeidende kenmerk in sy bepaling van die variasies binne die Asterad-tipe beskou, word die embrio van *Melianthus major* verder onder die Penaea-variasie geplaas. Slegs by een van die ondersoekte taksa nl. *Anacardium occidentale* (Anacardiaceae) ressorteer die embrio onder hierdie variasie (Johansen, 1950).

Die aanwesigheid van 'n epifise-inisiaalsel wat 'n opvallende kenmerk van die ontwikkelende *Melianthus*-embrio is, is ook taksonomies belangrik om tussen die variasies binne die Asterad-tipe te onderskei. Dit kom voor by *Impatiens balfouri* (Souéges, 1945 volgens Johansen, 1950) en *Hydrocera triflora* (Venkateswarlu en Lakshminarayana, 1957) van die Balsaminaceae. Eersgenoemde spesies ressorteer onder die Geum-variasie en laasgenoemde onder die Erodium-variasie. By *Acer* (Aceraceae) en *Semecarpus anacardium* (Johansen, 1950) van die Anacardiaceae tree 'n epifise-inisiaalsel ook op, maar hierdie twee taksa word

onder die Trifolium-variasie van die Onagrad-tipe geplaas, wat volgens Johansen (1950) moontlik onder die Asterad-tipe ingesluit behoort te word, aangesien 'n epifise-inisiaalsel meer kenmerkend van laasgenoemde embrio-tipe is.

Die besondere delingspatroon wat die basale sel van die *Melianthus*-embrio volg deur lengte- in plaas van dwarsdelings te ondergaan, moet, totdat meer soortgelyke gevalle in die literatuur vermeld word, as 'n besondere en waarskynlik primitiewe kenmerk van die *Melianthus*-embrio beskou word. Dié lengtedelings verhoed waarskynlik die vorming van 'n hipofise-inisiaalsel en 'n suspensor.

Dit sou voorbarig wees om op grond van die karige literatuur oor hierdie aspek van die embriologie te beweer dat die Sapindales kenmerkend 'n Asterad-tipe embrio vertoon, hoewel die beskikbare literatuur daarop dui. Indien dit die geval is, is hierdie betreklike klein orde 'n geskikte navorsingsveld vir die bepaling van die taksonomiese waarde van die variasies binne een van die mees algemene embrio-tipes wat onder die Angiospermae aangetref word. Daardeur mag die embriologie 'n belangrike bydrae tot die taksonomie lewer.

DANKBETUIGINGS

My opregte dank aan die volgende instansies en persone: Die W.N.N.R. vir die beskikbaarstelling van 'n doktorale beurs en addisionele fondse; die Universiteit van Pretoria vir finansiële steun en prof. dr. H. P. van der Schijff en prof. dr. P. J. Robbertse van die Departement Algemene Plantkunde, Universiteit van Pretoria, vir hulle gewaardeerde belangstelling, hulp en leiding gedurende hierdie studie.

LITERATUURVERWYSINGS

ASHLEY, C. A. EN FEDER, N., 1966. Glycol methacrylate in histopathology. *Archs Path.* **81:** 391–397.

CRÉTÉ, P., 1963. Embryo. In: P. Maheshwari, (ed.) *Recent advances in the embryology of Angiosperms:* 171–222. Ranchi, India: Catholic Press.

DAVIS, G. L., 1966. *Systematic embryology of the Angiosperms.* London: Wiley.

FEDER, N EN O'BRIEN, T. P., 1968. Plant microtegnique: Some principles and new methods. *Am. J. Bot.* **55:** 123–142.

JOHANSEN, D. A., 1950. *Plant embryology, embryogeny of the Spermatophyta.* Waltham, U.S.A.: Chronica Botanica Co.

LAWRENCE, G. H. M., 1963. *Taxonomy of vascular plants.* New York: MacMillan.

MAHESHWARI, P., 1950. *An introduction to the embryology of Angiosperms.* London: McGraw-Hill.

SCHOLZ, H., 1964. Sapindales. In: H. Melchior (ed.). *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien.* Tweede Vol. 12de Uitgawe. Berlin: Borntraeger.

SMITH, B., 1973. The use of a new clearing technique for the study of early ovule development, megasporogenesis and megagametogenesis in five species of *Cornus* L. *Am. J. Bot.* **60** (4): 322–338.

TAKHTAJAN, A., 1969. *Flowering plants, origin and dispersal.* Edinburgh: Oliver & Boyd.

VENKATESWARLU, J. EN LAKSHMINARAYANA, L., 1957. A contribution to the embryology of *Hydrocera triflora* W. & A. *Phytomorphology,* **7:** 194–203.